

MOUVEMENTS DES DIATOMÉES III - LE PIVOTEMENT POLAIRE VERTICAL DE *EUNOTIA PECTINALIS* (Kütz.) Rab.

Essai de quantification des forces*

Jean BERTRAND

42, rue de Malvoisine - 45800 Saint Jean de Braye, France.

RÉSUMÉ - L'observation des mouvements divers d'*Eunotia pectinalis*, et plus particulièrement du pivotement polaire vertical sur 180° , justifie ici une étude complète de biomécanique sur les diatomées. A l'aide de l'analyse cinématique graphique et la connaissance nouvelle de la densité des diatomées benthiques, grâce à la méthode des "vitesses différentielles", nous avons déterminé la variation des efforts et leur quantification nécessaire à la réalisation de ce mouvement. L'application permet également de tester à nouveau les hypothèses de Drum & Hopkins (1966) et de Edgar & Pickett Heaps (1983). Les deux théories sont discutées en fonction des problèmes posés par la morphologie et le mouvement de la diatomée, mais sans pouvoir conclure de manière formelle.

ABSTRACT - The observation of *Eunotia pectinalis* various movements and more precisely of 180° vertical polar pivoting here justifies a complete study of bio-mecanics on diatoms. Through graphic cinematic analysis and the latest discoveries concerning the density of bentic diatoms, thanks to the method of "differential speeds", we could determin the variation of efforts and their quantification in order to achieve that movement. This application can also verify once more the assumptions of Drums & Hopkins (1966) and those of Edgar & Pickett (1983). Both theories are discussed as a function of the problems raised by diatom morphology and movements but cannot allow any formal conclusion.

MOTS CLÉS : Bacillariophycées, diatomées, mouvements, biomécanique, forces, quantifications.

INTRODUCTION

Les mouvements des *Eunotia* Ehr. ont, semble-t-il, été décrits la première fois par Zauer C.M. (1950) pour *Eunotia lunaris* (Ehr.) Grun. Bien que contestés par Drum & Hopkins (1966) nous les avons d'abord confirmés par des mesures de vitesse de déplacement chez *Eunotia pectinalis* (Kütz.) Rab. (Bertrand, 1990), puis par l'analyse des mouvements complets chez *E. pectinalis*, *E. bilunaris* (Ehr.) Mills et *E. bidentudata* W. Smith, (Bertrand, 1992). Depuis nous avons étudié d'autres espèces du genre dont *E. arcus* Ehr. et *E. praerupta* Ehr. (non publié) qui montrent, comme les précédentes, les mêmes aptitudes à se mouvoir. De toutes ces espèces, *Eunotia pectinalis* a particulièrement retenu notre attention car ses cellules, lorsqu'elles sont isolées, ont des

* Communication présentée au 12^e Colloque de l'Association des diatomistes de langue française à Marseille (France) du 05 au 09.04.1993.



mouvements originaux. Ainsi, le pivotement polaire vertical sur 180° , à partir de la face connective convexe, pose un problème particulier de biomécanique. Ce mouvement est intéressant à étudier, car la face connective large sur laquelle repose la diatomée ne permet l'exécution du mouvement que dans le plan vertical. Cette disposition facilite l'analyse en éliminant les mouvements coniques. D'autre part, la forme de la diatomée et la disposition des raphés permettent une approche de la quantification des efforts mis en jeu en fonction des théories récentes qui tentent d'expliquer les mouvements. Nous admettrons donc, jusqu'à preuve du contraire, l'existence des microfibrilles évoquées dans les théories de Drum & Hopkins (1966), Hopkins & Drum (1966) et d'Edgar & Pickett-Heaps (1983) qui semblent seules capables d'expliquer les mouvements décrits. Pourtant certains problèmes importants subsistent et peuvent remettre en cause le mode d'action de ces microfibrilles comme nous l'avions suggéré pour *Rhoicosphenia abbreviata* (Agardh) Lange-Bertalot (Bertrand, 1991).

MATÉRIEL ET MÉTHODE

Le matériel vivant a été récolté dans les marais côtiers près de Cherbourg et d'Orléans (France).

Une maquette en 3 dimensions à l'échelle 1600/1, en altuglas (densité $1,175 \text{ g cm}^{-3}$) a été fabriquée pour simuler les mouvements observés en la plongeant dans un aquarium. D'autre part, une maquette plate, à l'échelle 3500/1, à partir de photos en M.E.B. (W. Güttinger, com. pers.) a été confectionnée pour la vérification des hypothèses d'orientation et d'intensité des efforts mis en jeu. La forme de la cellule ayant servi aux calculs a été calquée sur écran vidéo au grossissement 3500 fois. La densité d'*Eunotia pectinalis* a été calculée à l'aide de la méthode des "Vitesses différentielles" (Bertrand, 1993). Le matériel vidéo est le même que celui déjà utilisé (Bertrand, 1992). Il a permis de réaliser une cassette de 14 minutes d'extraits significatifs.

OBSERVATIONS

Seules sont mobiles les cellules isolées d'*E. pectinalis*. Elles se déplacent sur lame de verre, sous la lamelle couvre-objet, en position horizontale ou verticale et progressent sur le substrat naturel dans l'espace aquatique (Bertrand, 1992).

Le déplacement apical

Sur lame de verre il s'exécute sur la face connective.

Les deux raphés avant (dans le sens de déplacement) prennent seuls appuis, la partie arrière est alors soulevée (fig. 1a). Le mouvement est oscillant horizontalement (jusqu'à $\pm 15^\circ$) et, la plupart du temps, la diatomée se déplace obliquement et ce jusqu'à 45° par rapport à la direction du déplacement (fig. 1b). L'orientation du mouvement se fait sensiblement suivant la diagonale de la cellule. Le mouvement s'accompagne fréquemment d'une oscillation polaire verticale de faible amplitude autour des raphés avant (fig. 1a). La vitesse est lente, en moyenne $1,95 \pm 0,31 \mu\text{m s}^{-1}$. Il n'a jamais été observé jusqu'à maintenant des déplacements sur les faces valvaires pour cette espèce alors qu'*Eunotia bilunaris* peut effectuer de faibles parcours de 10 à 30 μm . De même, aucun déplacement apical n'a été enregistré lorsque la diatomée repose sur la face connective convexe.

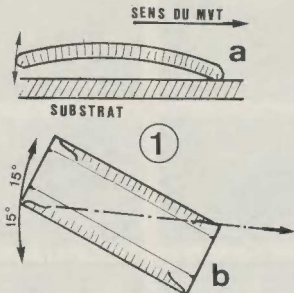


Fig. 1 - Mouvement apical d'*Eunotia pectinalis*. a) Vue par la face valvaire, sur le substrat. L'extrémité arrière est soulevée et oscille verticalement. b) Vue de dessus de la face connective - Déplacement suivant la diagonale de la diatomée avec oscillation latérale de $\pm 15^\circ$.

Les mouvements transapicaux

Les mouvements transapicaux de la face valvaire vers la face connective ou vice-versa ont été recensés (Bertrand, 1992). Depuis nous avons observé plusieurs fois des mouvements transapicaux de 180° de la face connective convexe vers la face connective concave, en passant par la face valvaire (fig. 2a, b, c, d). Bien que nous leur portions le plus vif intérêt, nous ne les étudierons pas dans ce travail, car la réalisation pose des problèmes de biomécanique extrêmement ardu. Il semble que leurs résolutions doivent s'inspirer des méthodes adoptées pour *Rhicosphenia abbreviata* mais vu leurs complexités, nous ne sommes pas prêts à les aborder.

Le pivotement polaire horizontal

Le pivotement polaire horizontal sur la face connective est fréquent et souvent rapide (360° en 2 secondes). Le pivotement polaire sur la face valvaire n'a pas été observé sur *E. pectinalis*, ce qui n'est pas une preuve de non existence, alors qu'il est fréquent chez *E. bilunaris*. Dans cette espèce, ce mouvement peut être exécuté par une ou plusieurs rotations de 360° en quelques secondes. Il est toujours effectué dans le sens de la concavité, comme il a été montré dans une séquence vidéo*.

* Bertrand J. - 11ème Colloque des diatomistes de langue française- 24 au 28.08.91 Douai - France.

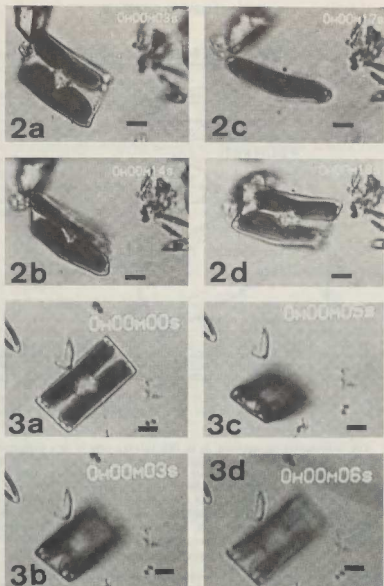


Fig. 2 et 3: *Eunotia pectinalis*.

Fig. 2 - Mouvement transapical (échelle 10 μ m). a) Vue de dessus de la face connective. La diatomée repose sur la face convexe. b) Début de rotation autour des deux pôles de la même valve. c) *E. pectinalis* est redressée à 90° par rapport au substrat. d) Fin de rotation sur 180°. La diatomée repose maintenant sur la face connective concave.

Fig. 3 - Pivotement polaire vertical (échelle 10 μ m). a) Vue de dessus de la face connective. La diatomée adhère aux deux extrémités. b) La diatomée s'est détachée à une extrémité et pivote verticalement (d'où le manque de netteté de la partie mobile). c) *E. pectinalis* poursuit son mouvement. d) Reprise de contact des deux extrémités sous la lamelle.

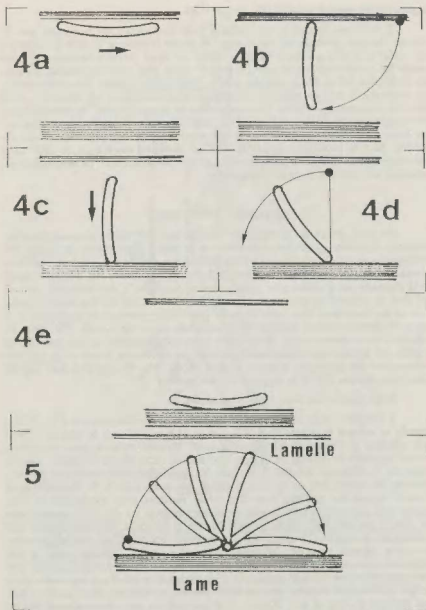


Fig. 4 et 5: *E. pectinalis*.

Fig 4 - Pivotements polaires verticaux enchaînés. a) Déplacement sous la lamelle, face connective concave en appui. b) Premier pivotement polaire de 90°. c) Chute verticale de la diatomée. d) Deuxième pivotement polaire vertical de 90°, côté face convexe sur la lame. e) Repos sur la face connective convexe.

Fig. 5 - Pivotement vertical de 180° amenant la diatomée, du repos face convexe, à la face concave contre la lame de verre.

Le pivotement polaire vertical (Fig. 3 a, b, c, d)

Il s'effectue lorsque la face connective de la diatomée est en contact avec le substrat. En règle générale, la face concave est contre la lame de verre et la rotation a lieu autour d'un pôle qui porte les deux raphés des faces valvaires opposées. Il a été mesuré des pivotements sur la lame de 5 à 85° suivis d'un retour en position horizontale et de 60 à 90° en 2 à 3 secondes sous la lamelle couvre-objet. Plus curieusement, des mouvements polaires verticaux, complexes et spontanés, ont été observés par 12 fois. Ces observations peuvent être renouvelées en faisant adhérer les diatomées sur une lamelle pendant 10 minutes puis, en posant la lamelle, diatomées en dessous, sur une lame, au moment de l'observation. La chronologie de leur exécution est décrite aux Fig. 4a à 4e complétée par la Fig. 5. C'est le dernier pivotement de 180° de la face convexe vers la face concave qui est à la base de cette étude. Ce mouvement est surprenant car, à priori, il paraît impossible.

ANALYSE - DISCUSSION

On peut s'interroger et douter de la réalité des faits relatés ci-dessus. En effet, lorsque la diatomée repose face connective sur la lame, l'interprétation de l'image microscopique autorise la confusion de l'orientation, face convexe ou concave, vers l'observateur. Toutefois, une étude attentive de la netteté simultanée des différents points de la diatomée sur le même plan optique devrait permettre la discrimination; ceci est vrai pour du matériel sur des préparations définitives mais, sur des diatomées vivantes, il en va tout autrement. Pour lever le doute, une étude dynamique de la position de la diatomée, pendue sous la lamelle, en fonction du centre de gravité (Fig. 6) a été réalisée et nous convainc qu'*E. pectinalis* se pose obligatoirement la face convexe sur la lame. Par ailleurs, ces résultats sont confirmés par 100 essais à l'aide de la maquette tridimensionnelle, immergée, simulant la chute décrite (Fig. 4b, c, d et e) dans laquelle nous avons obtenue 100 % de repos sur la face convexe.

Cette position entraîne plusieurs conséquences.

Les raphés situés aux extrémités de la face connective concave (Fig. 7) sont opposés au substrat et distant de 8 à 16 μm ($x = 11,6 \pm 1,95 \mu\text{m}$) de celui-ci. Donc, pour effectuer le pivotement polaire vertical, les éléments moteurs, issus des raphés, devront atteindre le substrat et exercer une traction. Ces efforts devront vaincre la masse de la diatomée soumise à la force de gravitation, additionnée de la force résistante du milieu, lors de la rotation rapide autour du pôle de la diatomée. Deux théories peuvent être utilisées avec des succès variables pour comprendre le pivotement mais, auparavant, nous devons expliquer comment les éléments moteurs, issus des raphés, peuvent atteindre le substrat. Malgré la difficulté, les particularités morphologiques des raphés d'*E. pectinalis* peuvent nous conduire à une solution. En effet, dans cette espèce, bien que le raphé ait sa plus grande longueur dans la face connective concave ($L = 9,89 \pm 0,93 \mu\text{m}$), une branche courte ($l = 2,71 \pm 0,53 \mu\text{m}$) s'inscrit dans la face valvaire sous forme d'un crochet (Fig. 8). Il est donc vraisemblable que les éléments moteurs, qui sont émis latéralement dans les faces valvaires, peuvent atteindre le substrat et y adhérer. Ceci est confirmé par l'observation de l'attraction par la face valvaire d'un bloc de silice important distant de 4 μm et introduit sous la face connective (Fig. 9a, b, c, d) mais également par le basculement transapical de 180° décrit au paragraphe "les mouvements transapicaux". Cependant, si les quatre raphés agissent simultanément, la diatomée est plaquée au substrat rendant le mouvement impossible. Nous pensons plutôt que, lors du contact d'un pôle avec la lame de verre, à la fin de la chute, les microfibrilles mucilagineuses adhèrent au substrat et

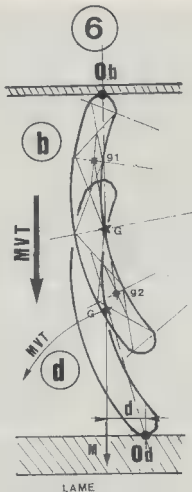


Fig. 6 - *Eunotia pectinalis*. Etude de la chute suivant les séquences de la figure 4 b.c.d. en fonction de la géométrie des appuis. Ob: point de sustentation de la diatomée sous la lamelle couvre-objet (b cerclé); le mouvement vertical MVT (flèche grosse) entraîne *Eunotia pectinalis* jusqu'en Od, point de réception sur la lame (d cerclé); la masse M agissant du centre de gravité G suivant la verticale, à la distance - d - par rapport à Od, provoque le pivotement polaire suivant l'arc de cercle MVT (flèche maigre) vers la face convexe. On note g1 et g2, centres de gravité secondaires servant à calculer G principal.

Mmt de pivot = $M_G \times d$, dans laquelle Mmt: moment de pivotement en micron par nanonewtons, M_G : Masse de la diatomée au point G en nanogrammes, d: distance projetée entre G et le point d'appui Od en μm .

qu'ensuite lors du pivotement polaire réalisé par roulement sur la face connective convexe, elles s'allongent et assurent ainsi la liaison diatomée substrat. Cette

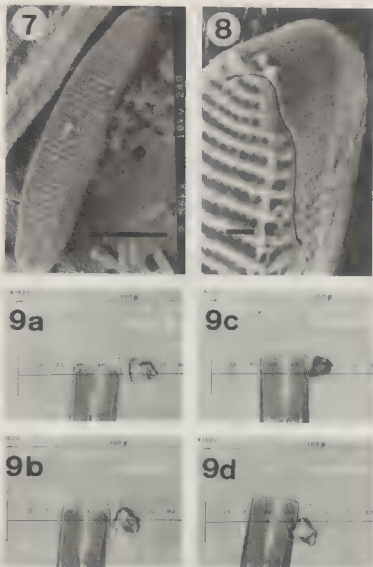


Fig. 7, 8 et 9 - *Eunotia pectinalis* (échelle 10 µm). Fig. 7 - Vue de la face valvaire et de la face connective d'une valve. Fig. 8 - Extrémité du frustule montrant le parcours du raphé dans la face valvaire et connective ainsi que la morphologie du frustule à cet endroit. (échelle 1 µm)

Fig. 9 - Capture d'un morceau de silice par la face valvaire. a) Approche de la diatomée distante de 4 µm. b) Attraction de la particule. La diatomée ne s'est pas déplacée latéralement. c) Pivotelement vertical de la particule. d) Glissement de la particule sous *E. pectinalis*.

hypothèse semble confirmée par le fait que la rotation verticale s'effectue autour du pôle ayant pris contact avec le substrat.

Ce point éclairci, nous pouvons aborder le problème de la rotation dans le cadre de deux hypothèses contradictoires.

1° Dans l'hypothèse Edgar ■ Pickett-Heaps (1983) proposant le glissement des microfibrilles dans le raphé, nous admettons, comme supposé ci-dessus, que celles-ci, émises au niveau de l'hélicoglosse en (H) s'accrochent au substrat en (S), point de contact de la chute. Cette situation nous conduit à proposer deux possibilités:

a) les microfibrilles exercent une traction en se déplaçant le long du raphé, de l'apex vers le centre. Elles chevauchent latéralement le bord du frustule jusqu'à l'extrémité du raphé situé dans la face connective concave, en retrait du bord du frustule d'environ $3 \mu\text{m}$ (Fig. 10). Elles se comportent, alors, comme des câbles qui tractent une péniche. Toutefois, dans cette hypothèse, le glissement latéral sur les bords du frustule apparaît problématique, en raison de la rugosité de certaines cellules (Fig. 8). Quoiqu'il en soit, même si nous avons des bords lisses comme dans *E. parallela* Ehrenberg, le pivotement n'atteindrait que 34° , compte tenu de la faible longueur du raphé. De plus, dans la décomposition des forces de traction, il existe une composante verticale (f_p) plus faible que la composante horizontale (f_d) qui fait glisser la diatomée longitudinalement, rendant impossible le pivotement polaire, puisque l'orientation des forces de traction devient concourante aux rayons de courbure (R) du frustule.

b) Les microfibrilles glissent longitudinalement dans les rainures de l'extrémité du raphé qui se comporte comme la gorge d'une poulie (Fig. 11). Dans ce cas, la po-

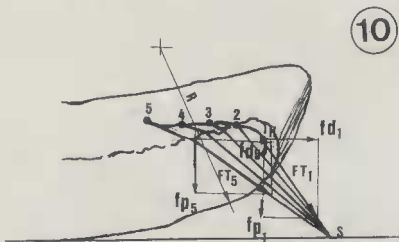


Fig. 10 - Hypothèse de traction latérale des microfibrilles chevauchant le bord du frustule. 1 à 5: positions successives des microfibrilles. FT_1 : force de traction exercée par celle-ci, issues de l'hélicoglosse (H) en position 1, orientée vers S point d'ancrage sur le substrat. fd_1 : force de déplacement; composante horizontale de la force FT au point 1. fp_1 : force d'appui; composante verticale de la force FT au point 1. FT_5 , fd_5 , fp_5 : les mêmes forces, avec des intensités différentes, issues du point 5.

11

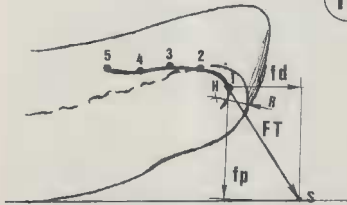


Fig. 11 - Hypothèse de traction longitudinale des microfibrilles glissant dans le canal raphéal. Les microfibrilles sont issues uniquement du point 1, dans l'hélictoglosse H. La force FT est invariable lors de la rétraction des microfibrilles, de 1 à 5. fd: force de déplacement et fp force d'appui sont également constantes. On note R: rayon de l'extrémité du frustule de la diatomée.

sition du point de traction, sur la face valvaire, ne change pas et évite l'annulation des efforts rencontrés dans l'hypothèse précédente. Cependant, le déplacement des microfibrilles, limité à la longueur du raphé, n'engendre qu'un pivotement polaire de 45° , à moins que le glissement puisse se poursuivre à l'intérieur de la diatomée. Par ailleurs, dans cette hypothèse, le remplacement des microfibrilles devient presque impossible car les premières émises sont sous tension dû à l'effort de traction et empêchent, semble-t-il, les suivantes de sortir du raphé par obturation de celui-ci. Dans les deux cas (a et b) les calculs ne correspondent pas aux observations.

2°) Dans l'hypothèse de Drum & Hopkins (1966) qui évoque la contraction des microfibrilles nous démontrons (Fig. 12) par la cinématique et la mécanique statique (Larralde, 1981) que le pivotement a bien lieu sur 90° . Il permet ainsi à la projection verticale du centre de gravité (G) de la diatomée de dépasser le point d'appui (O) et ainsi de poursuivre le mouvement de rotation par une chute sur la face concave. Toutefois, il est indispensable que le point d'application de la force de traction sur la diatomée, confondu avec le point d'introduction des microfibrilles, soit situé à un endroit tel que la direction des forces soit non concourante au rayon de courbure de l'extrémité de la valve; sinon, il y a équilibre statique, donc immobilité. Ceci dépend évidemment de la forme du frustule à cet endroit et, compte tenu de sa variabilité, (Steinman & Sheath, 1984; Krammer & Lange-Bertalot, 1991; Ales *et al.*, 1991) les points d'équilibre seront très différents et le pivotement polaire probablement impossible pour certaines cellules. Le point d'insertion semble être au niveau de l'hélictoglosse (Fig. 13 a, b) et non à l'extrémité de la branche du raphé, située dans la face valvaire. C'est le cas de la plupart des *Eunotia* car le raphé n'est pas perforé à l'intérieur dans la branche recourbée (Fig. 14 a, b.) comme l'a montré également Le Cohu (1993). Cependant, ce phénomène requiert une rétraction d'environ 12 à 15 μm

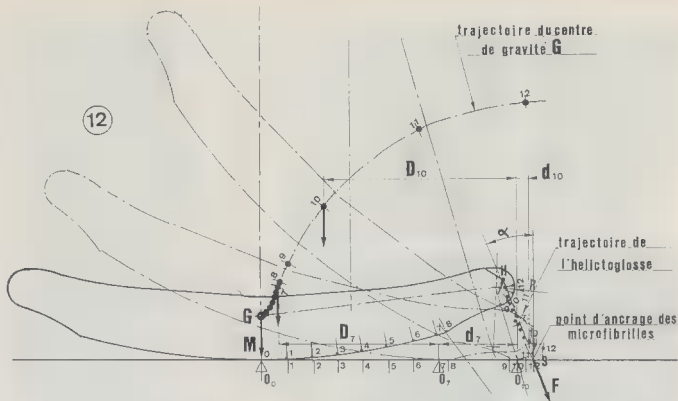


Fig. 12 - Analyse cinématique graphique. Détermination des positions simultanées du centre de gravité G et du point de traction des microfibrilles (H), en fonction de la forme et de la rotation de la diatomée. Les positions respectives de G et H suivant les points O_0 à O_{12} déterminent les distances D_0 à D_{12} , d_0 à d_{12} aux appuis O_0 à O_{12} et S , point fixe d'ancrage sur le substrat. Ils permettent le calcul de la force F à chaque position. On note R : rayon de l'extrémité du frustule; α : angle formé par la projection verticale du vecteur de la masse M à partir de G et de l'orientation de F issu de H vers S .

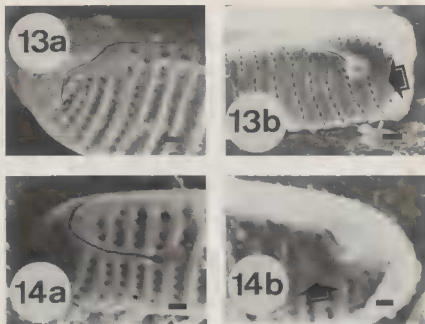


Fig. 13 - *Eunotia pectinalis* (échelle 1 μm). Extrémité d'un frustule a) Vue extérieure de l'extrémité du crochet raphéal. b) Vue intérieure. On peut constater l'absence de fissure à l'intérieur correspondant à la partie lisse entre les pores (flèche).

Fig. 14 - *Eunotia bilunaris* (échelle 1 μm). Extrémité d'un frustule b) Vue extérieure. a) Vue intérieure. L'absence de crochet raphéal à l'intérieur est encore plus marquée qu'avec *E. pectinalis* (flèche).

et paraît très important; mais puisque nous avons admis la possibilité d'un allongement de cet ordre, lors de la chute, l'hypothèse semble réaliste.

QUANTIFICATION DES FORCES

Quoiqu'il en soit, l'hypothèse qui convient le mieux, pour rendre compte des observations, doit impérativement inclure la nécessité, pour la diatomée, de développer des forces qui permettent l'exécution des mouvements. La détermination de l'intensité et de la direction des efforts est possible grâce à une simulation cinématique graphique (Fig. 12) montrant le déplacement des masses en fonction de la position des appuis. Ensuite, à l'aide des équations simples des moments des forces par rapport à un point mobile, on détermine, pas à pas, la valeur relative de ces forces. Nous avons ainsi construit la courbe de variation des efforts de traction en fonction des positions successives prises par la diatomée au cours de la rotation (Fig. 15). Nous remarquons qu'*E. pectinalis* doit développer un effort de traction dans ses microfibrilles égal à 24 fois sa masse, dans le cas de la simulation, mais peut atteindre 32 fois, en fonction des dimensions maximales de la diatomée. Par ailleurs, de nombreux paramètres dus à la géométrie de la diatomée, tels que la courbure de l'axe apical qui a une grande influ-

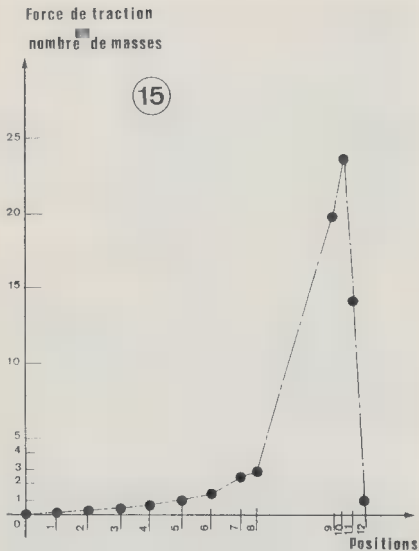


Fig. 15 - Courbe de variation des efforts de traction des microfibrilles lors du pivotement polaire vertical. L'effort en [10] atteint 24 fois la masse de la diatomée.

ence sur la position du centre de gravité et le rayon plus ou moins important de l'extrémité apicale, font varier ces efforts dans des proportions importantes.

En valeur absolue, lorsque la diatomée est immergée, la force de traction maximale nécessaire atteint 2 790 nanonewtons. Cette valeur est aisément calculable à

l'aide d'équations simples de la mécanique statique dès l'instant où l'on connaît la densité (*E. pectinalis* = 1,802 g cm⁻³) et le volume de l'organisme, donc le poids réel dans l'eau. Pour la simulation décrite ici, nous avons relevé et utilisé les valeurs suivantes:

$$L = 104 \mu\text{m}, l = 6 \mu\text{m}, e = 24 \mu\text{m}; \text{ d'où un volume} = 14.976 \mu\text{m}^3$$

dans laquelle L: longueur réelle de la diatomée, l: largeur de vue valvaire, e: largeur de la vue connective.

Ce qui permet d'obtenir: Masse de la diatomée = 26.957 picogrammes soit 27 nanogrammes; poids dans l'eau = 117,5 nanonewtons; force de traction maximale en position 10 sur Fig. 12 suivant l'équation:

$$F_n = M \times D_n/d_n \times \cos \alpha = 2\,753 \text{ nanonewtons.}$$

dans laquelle F: force de traction en nanonewtons, M: masse de la diatomée en nanogrammes, D_n: distance projetée entre le centre de gravité G et le point d'appui O - en μm , d_n: distance projetée entre le point d'appui O et le point d'ancrage H des microfibrilles en μm , Cos α : cosinus de l'angle formé entre la direction de la force F et la projection verticale du centre de gravité.

A cette force doit être additionnée la force résistante due à la rotation de la diatomée. Celle-ci a été mesurée sur la maquette immergée dans un courant de 0,35 m s⁻¹; ensuite, grâce à un calcul de réduction homothétique d'échelle, nous obtenons une valeur de 37 nanonewtons, qui est extrêmement faible, et pose le problème du rôle de la viscosité réelle du milieu.

Mais qu'en est-il réellement? Malheureusement nous ne sommes pas en mesure de le préciser car aucun travail n'a été entrepris à ce jour pour tenter des mesures directes, hormis ceux de Harper & Harper (1967) concernant les forces d'adhésion sur le substrat de quelques espèces. D'après cet auteur *Amphora ovalis* (Kütz.) Kützing développait une force de 2150 à 4800 nanonewtons. Bien que cette valeur soit comparable à celle calculée plus haut, nous ne pensons pas que ces chiffres puissent être comparés utilement aux efforts de traction des microfibrilles, car les phénomènes d'adhérence sont probablement très différents. Aussi nous considérons ces résultats théoriques comme provisoires.

CONCLUSION

Plusieurs auteurs ont montré et déterminé l'origine du mucus et peut-être des microfibrilles sur les diatomées raphidées (Harper & Harper, 1967; Drum & Hopkins, 1986; Edgar & Pickett-Heaps, 1983). Puis Iwasa & Shimizu (1972) sur *Phaeodactylum tricorutum* Bohlin, Medlin *et al.* (1986) sur *Actinocyclus subtilis* (Greg.) Ralfs, Pickett-Heaps *et al.* (1986) avec *Ondotella sinensis* (Grev.) Grunow, Pickett-Heaps *et al.* (1991) sur *Ardissonea cristallina* (Ag.) Kützing, ont démontré que la présence du mucus est en relation avec de faibles déplacements chez les diatomées centriques et certaines araphidées. C'est donc un fait acquis et incontestable. Par contre, chez les raphidées, l'extrusion seule du mucus ne permet pas d'expliquer la diversité, la complexité et la rapidité des mouvements observés ainsi que les efforts mis en jeu pour obtenir ces mouvements. Des deux théories testées ci-dessus, à l'aide du mouvement polaire vertical d'*Eunotia pectinalis* reposant sur des observations précises, celle de Drum & Hopkins (1966) semble être la mieux adaptée pour expliquer ce mouvement. Par contre, la théorie de Edgar & Pickett-Heaps (1983) explique mieux le déplacement apical et, comme dans l'étude sur *Rhoicosphenia abbreviata* (Bertrand, 1991) nous ne pouvons conclure avec certitude.

Faut-il alors envisager deux types d'éléments moteur ? Les uns fixes et rétractiles disposés aux extrémités des branches des raphés et permettant divers mouvements; les autres mobiles axialement dans le raphé assurant les déplacements apicaux ! Nous ne le pensons pas, car les observations des mouvements des particules entraînées au-dessous des nodules centraux des raphés (Edgar, 1983) infirment en partie cette suggestion. Les moyens développés par les diatomées pour obtenir divers mouvements complexes restent à découvrir et bien d'autres travaux devront être poursuivis pour avoir une idée plus claire des relations physiques diatomées-substrat. Nous pensons en particulier à l'étude des mouvements des monoraphidés, car ce choix est dicté par la nécessité d'éliminer l'interaction possible des deux raphés des valves opposées dans les biraphidées classiques. Egalement, dans l'étude des mouvements, l'application correcte de l'analyse cinématique graphique devrait permettre de quantifier tous les efforts mis en jeu, en donnant des ordres de grandeur qui faciliteront la réflexion sur le nombre, la disposition et l'efficacité des hypothétiques microfibrilles.

REMERCIEMENTS

L'auteur remercie particulièrement W. Güttinger pour l'excellence des photographies en M.E.B. (Fig. 7, 8, 13, 14, 15) dont une faible partie illustre cet article, sans oublier C. Bertrand, pour l'aide importante dans le domaine de la transcription.

BIBLIOGRAPHIE

- ALLES E., NÖRPEL-SCHEMPP M. & LANGE-BERTALOT H., 1991 - zur Systematik und Ökologie charakteristischer *Eunotia* Arten (Bacillariophyceae) in electrolytarmen Bachoberläufen. *Nova Hedwigia*. 53 (1-2): 171-213.
- BERTRAND J., 1990 - La vitesse de déplacement des diatomées. *Diatom Research* 5 (2): 223-239.
- BERTRAND J., 1991 - Mouvements des diatomées - I - L'équilibre dynamique chez *Rhoicosphenia abbreviata*. *Cryptogamie, Algol.* 12 (1): 11-29.
- BERTRAND J., 1992 - Mouvements des diatomées - II - Synthèse des mouvements. *Cryptogamie, Algol.* 13 (1): 49-71.
- BERTRAND J., 1993 - La densité des diatomées benthiques: une nouvelle méthode de mesure (vitesses différentielles). *Cryptogamie, Algol.* 14 (1): 21-35.
- DRUM R.W. & HOPKINS J.T., 1966 - Diatom locomotion: an explanation. *Protoplasma* 62: 1-33.
- EDGAR L.A. & PICKETT-HEAPS J.D., 1983 - The mechanism of diatom locomotion. An ultrastructural study of the motility apparatus. *Proc. R. Soc. Lond.* B 218: 333-343.
- HARPER M.A. & HARPER J.F., 1967 - Measurements of diatom adhesion and their relationship with movement. *Br. phycol. Bull.* 3 (2): 195-207.
- HOPKINS J.T. & DRUM R.W., 1966 - Diatom motility: an explanation and a problem. *Brit. Phycol. Bull.* 3 (1): 63-67.
- IWASA K. & SHIMIZU A., 1972 - Motility of the diatom, *Phaeodactylum tricornerum*. *Exp. C. Res.* 74: 552-558.
- KRAMMER K. & LANGE-BERTALOT H., 1991 - *Bacillariophyceae* 3. Teil: *Centrales, Fragilariaceae, Eunotiaceae*. In Süßwasserflora von Mitteleuropa Band 2/3. Ed Gustav Fischer Verlag, Stuttgart. 576 p.
- LARRALDE J.P., 1981 - *Mécanique statique - Méthode graphique*. Paris, Masson, 200p.

- LE COHU R., 1993 - Cingulum et système raphéen chez *Eunotia arcus* et *Eunotia bilunaris* (Bacillariophycées). *Cryptogamie, Algol.* 14 (1): 11-19.
- MEDLIN L.K., CRAWFORD R.M. & ANDERSEN R.A., 1986 - Histochemical and ultrastructural evidence for the function of the labiate process in the movement of centric diatom. *Brit. Phycol. J.* 21: 297-301.
- PICKETT-HEAPS J.D., HILL D.R.A. & WETHERBEE R., 1986 - Cellular movement in the centric diatom *Odonostella sinensis*. *J. Phycol.* 22: 334-339.
- PICKETT-HEAPS J.D., HILL D.R.A. & BLAZE K.L., 1991 - Active gliding motility in an araphid marine diatom *Ardissonea* (formerly *Synedra*) *crystallina*. *J. phycol.* 27: 718-725.
- STEINMAN A.D. & SHEATH R.G., 1984 - Morphological variability of *Eunotia pectinalis* (Bacillariophyceae) in a softwater Rhode Island stream and in culture. *J. phycol.* 20: 266-276.
- ZAUER C.M., 1950 - Movement of *Eunotia lunaris* in connection with the problem of locomotion of diatom in general. *Dokl. Akad. Nauk SSSR* 72: 1131-3 (in Russian).